

Les *Earias* du cotonnier en Côte-d'Ivoire :

Earias insulana (Boisd.) ; *Earias biplaga* (Wlk.). (Lep. Noctuidæ Westermanniinæ)

Variation de l'importance relative de chacune des espèces et variations morphologiques intraspécifiques (suite et fin)

R. Couillaud

Entomologiste. Laboratoire d'élevage et de nutrition d'insectes.
Centre de recherches du G.E.R.D.A.T., 34032 Montpellier Cedex.

RÉSUMÉ

(1^{re} et 2^e parties)

Les observations réalisées sur plusieurs années en milieu naturel permettent de définir les préférences climatiques de chaque espèce : *E. insulana*, euritherme, apparaît beaucoup plus rustique qu'*E. biplaga* qui ne possède qu'une faible valence écologique.

La répartition spatiale mais également temporelle dans les zones de sympatrie de chaque espèce s'explique alors en fonction des variations des principaux facteurs climatiques. Les températures élevées représentent une limite à l'extension de l'aire géographique d'*E. biplaga* ; cette espèce peut cependant, à partir de sa zone biotique, recoloniser, chaque année, certaines régions lorsque les modifications de leur conditions climatiques se font dans un sens favorable : diminution des températures maximales consécutives à l'installation de la saison des pluies.

E. insulana ne s'accommode pas, au contraire, des fortes hygrométries caractéristiques, avec les faibles écarts de température, des zones biotiques d'*E. biplaga* ; ceci explique son absence des régions forestières équatoriales.

MOTS CLES : *Earias insulana*, *Earias biplaga*, bioclimatologie, écobiologie, cotonnier, Côte-d'Ivoire.

Le polymorphisme saisonnier est également régi par les variations des facteurs climatiques et parmi ceux-ci le rôle du degré hygrométrique de l'air apparaît comme essentiel. Il existe, pour chaque espèce, placée dans des conditions optimales de température et d'humidité, une forme caractéristique ; les variations saisonnières qui semblent être davantage des variations adaptatives apparaissent lorsque les conditions de vie deviennent plus difficiles principalement dans le cas d'une diminution sensible et prolongée de l'humidité de l'air, en saison sèche par exemple. Les plus grandes modifications de « l'habitus », apparaissent par exemple dans le type de saison sèche, s'observent plus rapidement chez *E. biplaga* dont « la zone de tolérance » est plus étroite. Ce polymorphisme semble être phénotypique et non pas l'expression d'une variabilité existant à l'intérieur de chaque espèce.

DEUXIÈME PARTIE

LES DIFFÉRENTS TYPES A L'INTERIEUR DES DEUX ESPÈCES. LES VARIATIONS SAISONNIÈRES

Données bibliographiques sur les différents types, les causes de variation, les fréquences d'apparition

Les différents types (fig. 1 et 2)

Earias insulana

STOREY (1914), le premier, a différencié, en Egypte, quatre variétés à partir d'observations faites sur les sorties d'adultes en cours d'année :

- E. insulana* v. *insulana* = type vert uni (forme typique) ;
- " v. *anthophilana* = type jaune ;
- " v. *ochreimargo* = type marginé ;
- " v. *semifascia* = type à taches.

Au Maroc, LE GALL (1972) observe les trois premiers types.

Au Mali, DUGAST (1949) signale que le type à taches est très rare ; il en est de même pour MEGAHED (1973) qui reprend, en Egypte, une partie des observations faites par STOREY.

En Israël, YATHOM (1956), d'après LE GALL (1972), ne parle que de types de couleur soit vert pomme, soit jaune.

En Iran, lors de cinq campagnes cotonnières successives de 1965 à 1970, nous n'avons jamais observé de type à taches (COUILLAUD, 1965, 1968, 1969 ; COUILLAUD et SOUBRIER, 1966, 1967).

Earias biplaga

Les auteurs distinguent, suivant le dessin et la coloration alaires, trois types :

- type de saison humide ;
- type de saison sèche ;
- type intermédiaire.

La coloration des ailes antérieures et les taches alaires chez *E. biplaga* sont des caractères sexuels secondaires ; il n'y a, par contre, aucun dimorphisme sexuel dans l'aspect général des ailes, coloration ou motif, chez *E. insulana*.

Les causes de variation ; les fréquences d'apparition

Pour les différents auteurs qui se sont intéressés aux *Earias*, ravageurs des cultures cotonnières, les variations de « l'habitus » sont provoquées par des actions climatiques naturelles différenciant des générations vernalles et estivales pour les espèces vivant sous des climats assez contrastés ou des générations de saison humide et de saison sèche pour les espèces vivant sous un climat tropical.

Les observations faites par STOREY (1914), en Egypte, sur des séries suffisamment importantes, tout au long de l'année, montrent chez *E. insulana* que :

— le type vert uni (*insulana*) est le plus abondant, surtout pendant les mois d'été ;

- le type jaune (*anthophilana*) domine en hiver ;
- le type marginé (*ochreimargo*), forme de transition entre les deux premiers types, apparaît au printemps et à l'automne.

Les deux types, jaune et marginé, ne sont jamais aussi abondants que le type vert uni.

Le type à taches (*semifascia*) est toujours rare et ne s'observe que de septembre à décembre, toujours en Egypte.

D'une façon générale, en Afrique du Nord, en Egypte et au Proche-Orient, les formes de teinte verte dominent en été et les formes jaunes en hiver ; en Afrique, au sud du Sahara, le passage des formes vertes aux formes jaunes apparaît comme lié à la succession des saisons humides et sèches.

Chez *E. biplaga*, les types, tels qu'ils sont d'ailleurs définis, correspondent également aux variations climatiques saisonnières des climats tropicaux : saison humide et saison sèche.

Pour NGUYEN-BAN (1977), qui n'observe en basse côte ivoirienne que deux des trois types, celui de saison humide et le type intermédiaire, l'apparition de la pigmentation jaune, dans le passage de l'un à l'autre type, coïnciderait avec les périodes de l'année où les températures minimales sont les plus basses ; le facteur alimentaire pourrait également intervenir dans l'apparition de la couleur jaune.

Pour STOREY (1914) et DUGAST (1949), on passe insensiblement dans la descendance d'une forme à l'autre suivant les conditions extérieures, ce qui montre qu'il ne peut s'agir d'espèces différentes ou de variétés fixées. Il semble, cependant, chez *E. insulana*, que la variété *semifascia*, très particulière et beaucoup plus rare que les autres variétés, ne soit pas induite par des facteurs entièrement semblables à ceux qui conditionnent le passage progressif de la variété *insulana* à la variété *ochreimargo*, puis *anthophilana*.

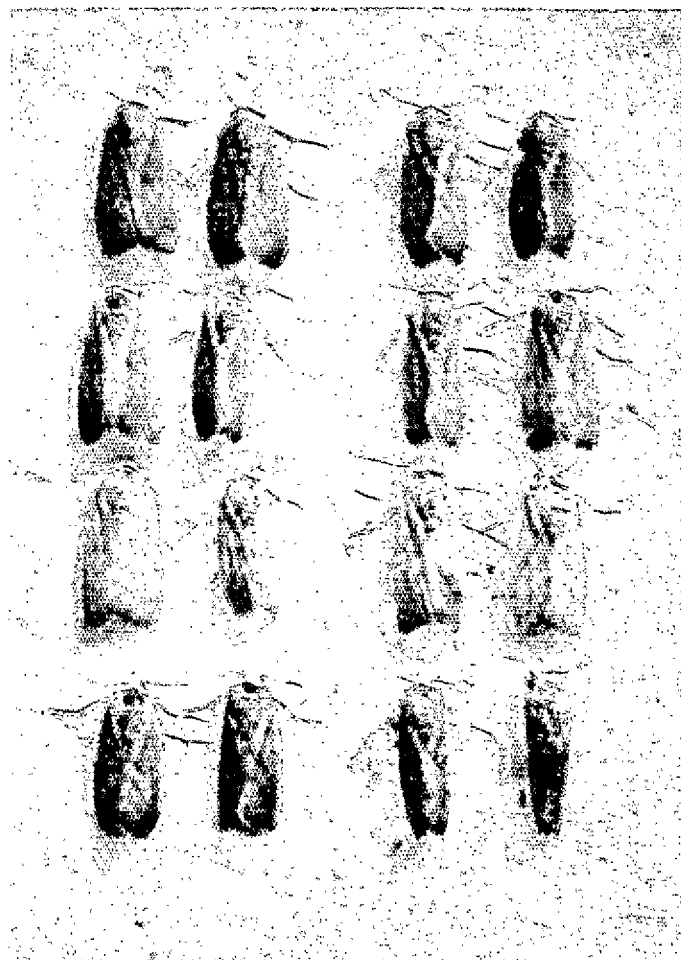
Les conditions climatiques favorables à l'existence des formes vertes sont certainement celles qui conviennent le mieux aux deux espèces, car ces formes vertes sont toujours les plus abondantes.

Résultats des observations

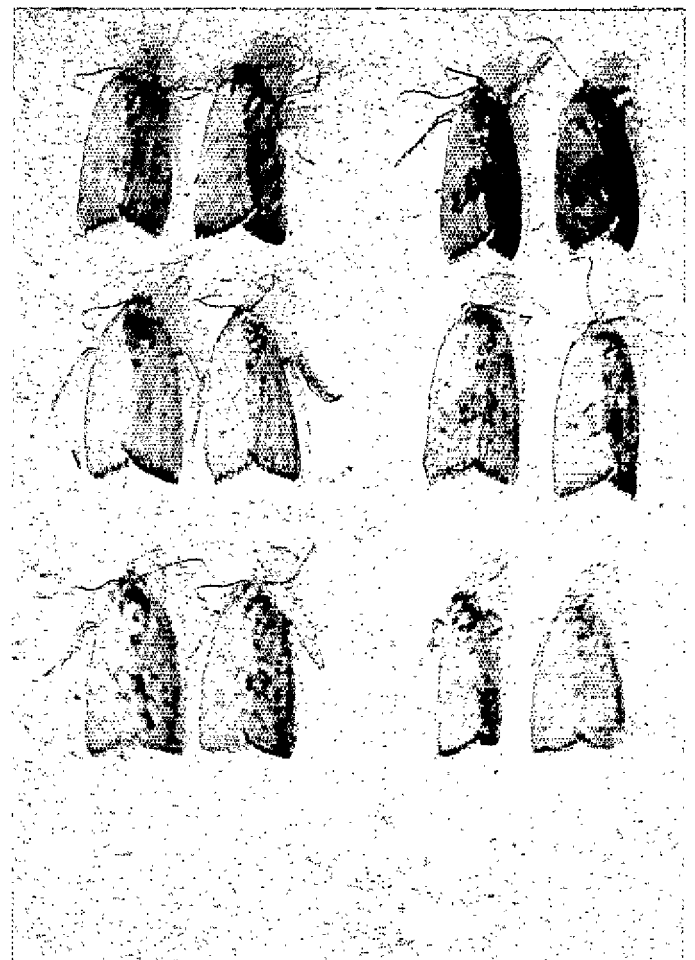
Les résultats numériques sont consignés dans les tableaux 3a et 3b.

Les variations de chacune des formes en cours d'année, pour les deux espèces, sont représentées sur les figures 3 et 3 bis (première partie).

La figure 3 montre pendant le mois de février, durant lequel les premières précipitations de l'année entraînent une remontée de l'état hygrométrique de l'air, l'évolution des formes chez les deux espèces, au cours des trois décades.

FIG. 1. — *Earias insulana* Boisduval.

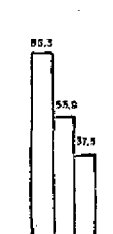
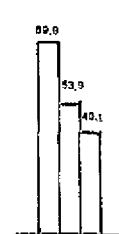
- De haut en bas :
- Variation chromatique vert uni ou *insulana*, Boisduval.
 - Variation chromatique marginé ou *ochreimargo*, Warren.
 - Variation chromatique jaune ou *anthophilana*, Snell.
 - Variation chromatique vert à taches ou *semifascia*, Warren.
- A droite : mâles. A gauche : femelles.

FIG. 2. — *Earias biplaga* Wlk.

- De haut en bas :
- Variation chromatique de saison humide.
 - Variation chromatique de saison intermédiaire.
 - Variation chromatique de saison sèche.
- A droite : femelles. A gauche : mâles.

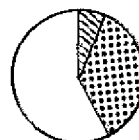
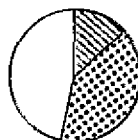
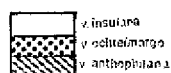
Variation de l'état hygrométrique de l'air :

- en pourcentage
- trois mesures par jour :
- 6, 12, 18 heures
- moyennes décadales

1^{re} décade2^e décade3^e décade

Variation de la proportion des formes :

Earias insulana



Earias biplaga

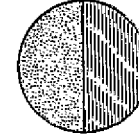
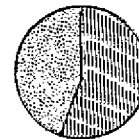
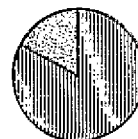
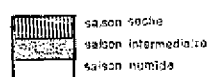


FIG. 3. — Variation des formes, à l'intérieur de chacune des espèces, en fonction de l'humidité (durant les trois décades du mois de février).
 DIAGRAM 3. — Variation of the forms, within each species, according to humidity.

TABLEAU 3. — Résultats des observations faites à Bouaké (Côte-d'Ivoire) sur la proportion des différents types à l'intérieur de chacune des deux espèces.

(Results of the observations carried out in Bouaké (Ivory Coast) about the proportion of the different types within both species).

3 a. — *Earias insulana* (3 578 adultes examinés - 3,578 adults were observed).

mois	Insulana ou vert uni (or plain green)		ochreimargo ou marginé (or margined)		anthophilana ou jaune (or yellow)		semifascia ou vert à taches (or spotted green)	
types	types							
Janvier 1971	—	—	44	100 %	—	—	—	—
Février 1971	79	53,4 %	67	45,3	1	0,7 %	1	0,7 %
Mars 1971	112	98,2	—	—	—	—	2	11,8
Septembre 1971	2	100	—	—	—	—	—	—
Octobre 1971	12	100	—	—	—	—	—	—
Novembre 1971	17	100	—	—	—	—	—	—
Décembre 1971	18	48,6	12	32,4	7	19,0	—	—
Janvier 1972	33	29,5	132	44,3	77	25,8	1	0,4
Février 1972	221	67,8	85	26,1	29	6,1	—	—
Mars 1972	290	95,7	11	3,6	—	—	2	0,7
Avril 1972	346	99,1	1	0,3	—	—	2	0,6
Mai 1972	168	100	—	—	—	—	—	—
Juin 1972	59	100	—	—	—	—	—	—
Mai 1974	28	100	—	—	—	—	—	—
Octobre 1974	52	100	—	—	—	—	—	—
Novembre 1974	56	100	—	—	—	—	—	—
Décembre 1974	128	82,9	22	14,5	3	2,0	1	0,6
Janvier 1975	362	63,5	141	14,7	65	11,4	2	0,4
Février 1975	333	87,6	33	8,7	14	3,7	—	—
Mars 1975	253	98,4	1	0,4	1	0,4	2	0,8
Avril 1975	194	100	—	—	—	—	—	—
Mai 1975	26	100	—	—	—	—	—	—
	2828	79,0 %	549	15,3 %	168	5,3 %	13	0,4 %

3 b. — *Earias biplaga* (1 786 adultes examinés - 1,786 adults were observed).

mois months	types types	Saison humide Humid season	Saison intermédiaire Intermediary season	Saison sèche Dry season
Janvier 1971	—	—	6	75,0 %
Février 1971	1	5,9 %	19	58,8
Mars 1971	3	75,0	1	25,0
Septembre 1971	8	100	—	—
Octobre 1971	32	79,8	21	20,4
Novembre 1971	116	78,8	29	19,2
Décembre 1971	33	16,0	86	42,0
Janvier 1972	2	1,7	28	22,2
Février 1972	—	—	8	28,6
Mars 1972	25	61,9	14	33,3
Avril 1972	60	98,4	1	1,6
Mai 1972	110	100	—	—
Juin 1972	98	100	—	—
Mai 1974	28	100	—	—
Octobre 1974	66	93,0	5	7,0
Novembre 1974	247	92,5	20	7,5
Décembre 1974	89	45,4	83	42,3
Janvier 1975	—	—	6	54,5
Février 1975	3	75,0	1	25,0
Mars 1975	21	95,5	1	4,5
Avril 1975	95	99,0	1	1,0
Mai 1975	139	100	—	—
	1227	68,7 %	319	17,9 %
			240	13,4 %

Chez *E. insulana*

Nous trouvons à Bouaké, suivant la saison, les quatre variétés :

— *v. insulana* : présente toute l'année, cette variété représente la totalité de l'espèce pendant les saisons des pluies ; sa proportion ne diminue que pendant les mois les plus secs de décembre à février, sans descendre au-dessous de 50 % de la population ;

— *v. anthophilana* : ne s'observe que pendant la saison sèche,

durant les trois mois de décembre, janvier et février. C'est en janvier qu'on observe le plus grand nombre d'individus jaunes, mais ce nombre ne dépasse pas le quart de la population ;

— *v. ochreimargo* : intermédiaire entre les deux variétés précédentes, cette forme se rencontre pendant la même période que celle où l'on trouve les formes jaunes, mais également quelque temps avant et après cette période. La proportion de cette variété peut atteindre 50 % de la population ;

— v. *semifascia* : s'observe seulement entre décembre et mars, mais toujours en très faible quantité, moins de 2% de la population.

Par rapport aux observations faites par STOREY en Egypte, et qui peuvent être applicables à l'Afrique du Nord et au Proche-Orient, nous constatons :

— une importance plus grande de la variété *insulana*, aussi bien dans le temps qu'en proportion et, corrélativement, une diminution des variétés *ochroleimargo* et *anthophilana* ;

— une grande similitude en ce qui concerne la variété *semifascia* avec, toutefois, un décalage dans le temps.

Quels sont donc les facteurs climatiques qui régissent l'apparition de telle ou telle variété ? Pour STOREY, c'est l'alternance saison estivale-saison hivernale ; pour nous-même, dans un milieu différent, c'est l'alternance saison des pluies-saison sèche ; peut-être y a-t-il une combinaison des facteurs humidité et température ?

Nous essaierons de déterminer, comme pour les espèces, l'importance réciproque de la température et de l'hygrométrie dans l'apparition des différentes variétés.

Chez *E. biplaga*

Les trois types décrits sont observés à Bouaké et leur apparition correspond bien à la succession des saisons. Les types de saison sèche et de saison intermédiaire sont numériquement

moins abondants, même lorsqu'ils représentent un pourcentage élevé de la population, que les types de saison des pluies ; ceci s'explique en partie par la remontée des températures défavorables à cette espèce (première partie).

Interprétation des résultats, discussion

Pour chacune des deux espèces, les calculs ont été effectués à partir des proportions des différentes variétés, après transformation angulaire des pourcentages. Lorsqu'une variété s'est révélée absente durant un mois, on a adopté pour les calculs, dans la table des transformations angulaires des pourcentages, la valeur la plus proche de zéro.

Pour l'espèce *E. insulana*, les proportions des variétés *ochroleimargo* et *anthophilana* ont été regroupées ; il en a été de même pour les formes de saison intermédiaire et de saison sèche pour l'espèce *E. biplaga*.

Aucun calcul n'a été fait pour la variété *semifascia* de l'espèce *E. insulana*, le nombre d'individus observés pendant les vingt-deux mois étant trop faible.

— Corrélations simples

Les résultats figurant dans le tableau suivant représentent les valeurs des coefficients de corrélations entre les différentes variables (variétés ou types et facteurs climatiques) prises deux à deux.

Facteurs climatiques Climatic factors	<i>E. insulana</i>		<i>E. biplaga</i>	
	Variété <i>insulana</i>	Variétés <i>ochroleimargo</i> et <i>anthophilana</i>	Type de saison num de Humid season type	Types de saison intermédiaire et de saison sèche Intermediate and dry season types
— Hygrométrie : Hygrometry :				
à 6 h	0,86 **	— 0,53 **	0,69 **	— 0,69 **
at 6 a.m.				
à 12 h	0,76 **	— 0,74 **	0,82 **	— 0,82 **
at 12 a.m.				
à 18 h	0,81 **	— 0,78 **	0,87 **	— 0,87 **
at 6 p.m.				
diurne (moyenne 12 h - 18 h)	0,80 **	— 0,77 **	0,86 **	— 0,85 **
diurna (mean 12 a.m. - 6 p.m.)				
— Températures : Temperatures :				
maximales maximum	— 0,51 *	0,45 *	— 0,57 **	0,56 **
minimales minimum	0,34 n.s.	— 0,36 n.s.	0,33 n.s.	0,33 n.s.
écart des températures difference between temperatures	— 0,59 **	0,55 **	— 0,63 **	0,63 **
— Evaporation : Evaporation :	— 0,73 **	0,77 **	— 0,80 **	0,80 **

(22 couples d'observations. Les valeurs limites des coefficients de corrélation sont respectivement de 0,42 et 0,54 pour les probabilités : $P = 0,05^*$ et $P = 0,01^{**}$, n.s. : non significatif.)

Les corrélations les meilleures sont obtenues avec le facteur hygrométrie et c'est l'humidité de l'air pendant la journée (à 18 h et moyenne diurne 12 h-18 h) qui joue le rôle principal.

En ce qui concerne les températures, nous obtenons des résultats très différents entre les maxima et les minima ; ces derniers ne semblent pas avoir d'influence directe.

L'ordre des facteurs climatiques qui régit les variations des types à l'intérieur des espèces apparaît ainsi comme l'inverse de celui qui a été mis en évidence pour les variations de la proportion des espèces.

— Corrélations multiples

De la même manière que pour l'étude de la proportion des deux espèces, nous avons recherché grâce à des corrélations multiples :

— une meilleure estimation de l'importance de chacune des variables explicatives ;

— une possibilité d'évaluation de la proportion d'une variété à l'intérieur de l'espèce, à un moment donné, compte tenu des principaux facteurs climatiques étudiés.

Les tableaux suivants indiquent, pour chacune des espèces d'*Earias*, l'augmentation du pourcentage expliqué de la variation d'une forme lorsqu'on tient compte d'un nombre de plus en plus grand de facteurs climatiques.

(L'exploitation des données numériques a été faite au C.I.T.I.M. : Centre Inter-Universitaire de Traitement de l'Information, Montpellier.)

— *Earias biplaga*

Nature et nombre des variables retenues Nature and number of the variables	Formule à X termes Formula with X terms	Type de saison humide humid season type	Types de saison intermédiaire et de saison sèche intermediary and dry season type
— Hygrométrie à 18 h Hygrometry at 6 p.m.	1 terme	75,5 %	75,3 %
— Écart des températures max. et min. Difference between the maximum and minimum temp.	2 termes	87,2 %	87,3 %
— Hygrométrie à 18 h X écart des températures Hygrometry at 6 p.m. X difference between temp.	4 termes	88,4 %	88,4 %
— Hygrométrie à 18 h X hygrométrie à 18 h X évaporation Hygrometry at 6 p.m. X Hygrometry at 6 p.m. X evaporation	5 termes	91,6 %	91,6 %
— Hygrométrie à 18 h X évaporation Hygrometry at 6 p.m. X evaporation	6 termes	92,5 %	92,7 %
— Température minimale Minimum temperature	7 termes	93,3 %	93,3 %

— *Earias insulana*

Nature et nombre des variables retenues Nature and number of the variables	Formule à X termes Formula with X terms	Variété <i>insulana</i>	Variétés <i>ochreimargo</i> et <i>anthophilana</i>
— Hygrométrie diurne (moyenne 12 h - 18 h) Diurnal Hygrometry (mean : 12 a.m. - 6 p.m.)	1 terme	63,9 %	1 - 59,4 %
— Écart des températures Differences between temp.	2 termes	74,1 %	4 - 79,2 %
— Hygrométrie à 6 h Hygrometry at 6 a.m.	3 termes	80,1 %	3 - 78,5 %
— Température maximale Maximum temperature	4 termes	81,7 %	2 - 65,4 %
— Évaporation Evaporation	5 termes	83,5 %	5 - 81,9 %
— Hygrométrie diurne X écart des températures Diurnal hygrometry X differences between temp.	6 termes	84,6 %	6 - 83,0 %
— Hygrométrie à 18 h X évaporation Hygrometry at 6 p.m. X Evaporation	7 termes	87,2 %	7 - 86,8 %

Remarquons :

— L'importance primordiale du facteur hygrométrie par rapport aux autres facteurs climatiques dont le rôle est secondaire. C'est essentiellement l'humidité de l'air durant la journée ou en fin d'après-midi qui intervient, l'humidité nocturne varie d'ailleurs moins.

Le rôle de l'humidité dans la variation des morphes est encore plus net chez *E. biplaga* que chez *E. insulana*.

— La température a donc un rôle très secondaire ; elle n'intervient d'ailleurs pas uniquement par sa valeur maximale ou minimale, mais plutôt par l'écart existant entre les valeurs extrêmes.

La température maximale semble intervenir un peu plus dans la variation des formes chez *E. insulana* que ne le fait la température minimale chez *E. biplaga* (moins de 1 % du pourcentage expliqué de la variation dans le dernier cas).

93 % et 87 % des variations de la proportion des types observés, respectivement chez *E. biplaga* et chez *E. insulana*, peuvent être attribués avec certitude aux variations des facteurs retenus ; c'est un résultat particulièrement satisfaisant.

Une bonne possibilité d'évaluation de la proportion d'une variété à l'intérieur de l'espèce peut cependant être obtenue

sans retenir les sept variables ou combinaisons de celles-ci énumérées ci-dessus, mais en tenant simplement compte de deux ou trois termes.

Les équations permettant de telles évaluations sont alors les suivantes :

Chez *E. biplaga*

- proportion du type de saison humide (tr. de BLISS) :
= $3,81 H \text{ à } 18 \text{ h} + 12,91 \text{ écart } t^\circ - 322,1$;
- proportion des types regroupés de saison intermédiaire et de saison sèche (tr. de BLISS) :
= $-3,84 H \text{ à } 18 \text{ h} - 13,15 \text{ écart } t^\circ + 417,3$
(soit 87,2 % et 82,3 % de la fraction expliquée de la variation totale dans l'un ou l'autre cas).

Chez *E. insulana*

- proportion de la variété *insulana* (tr. de BLISS) :
= $3,82 H \text{ diurne} - 1,36 H \text{ à } 6 \text{ h} + 9,83 \text{ écart } t^\circ - 154,5$;
- proportion des variétés *anthophilana* et *ochreimargo* regroupées (tr. de BLISS) :
= $-3,81 H \text{ diurne} + 2,07 H \text{ à } 6 \text{ h} - 9,67 t^\circ \text{ max.} + 365,7$
(soit 89,1 % et 76,5 % de la fraction expliquée de la variation totale dans l'un et l'autre cas).

Nous avons à Bouaké, avant de disposer de l'accès à un Centre de calcul comme celui de Montpellier, établi les équations des plans de régression pour la variété la plus importante en nombre de chacune des deux espèces, en fonction des deux variables ayant présenté les plus fortes corrélations simples.

Nous faisons état de ces équations, bien qu'elles nous donnent une évaluation moins bonne que celle offerte par les calculs ci-dessus, parce qu'elles nous ont servi à établir antérieurement les graphiques très représentatifs des figures 9 et 10 :

- proportion du type de saison humide, chez *E. biplaga* (tr. de BLISS) :
= $2,80 H \text{ diurne} + 5,25 t^\circ \text{ max.} - 275,2$;
- proportion de la variété *insulana*, chez *E. insulana* (tr. de BLISS) :
= $2,02 H \text{ diurne} + 4,55 t^\circ \text{ max.} - 190,4$.

Les deux figures 9 et 10 montrent avec évidence la part prépondérante de l'humidité relative en tant que variable explicative dans la corrélation multiple et le rôle négligeable de la température maximale.

La comparaison de ces mêmes figures montre que la variété *insulana*, qui peut être assimilée à une forme de saison humide chez *E. insulana*, s'accommode d'une humidité relative descendant jusqu'à 30 %, alors que le type de saison humide chez *E. biplaga* est beaucoup plus exigeant et disparaît dès que l'humidité s'abaisse au-dessous de 50 %. Les équations des droites AB, dans l'un et l'autre cas, permettent de situer ces « seuils hygrométriques » minimaux, compte tenu de la température.

La comparaison des figures 9 et 10, d'une part, avec la figure 6, d'autre part, illustre le renversement de l'ordre des facteurs, hygrométrie et température maximale, qui intervient dans la détermination soit de la proportion du type dans l'espèce, soit de la proportion des espèces entre elles.

Discussion

Les variations de la proportion des différents types à l'intérieur de l'espèce apparaissent donc, au vu des résultats ci-dessus, régies en priorité par les modifications du degré hygrométrique de l'air ; la température ne joue qu'un rôle secondaire sur la modification directe de « l'habitus », mais intervient cependant en agissant sur l'abondance des individus présentant les formes liées aux hygrométries les plus basses.

En effet, chez *E. biplaga*, suivant la succession des saisons, les trois types de saison humide, de saison intermédiaire et de saison sèche peuvent être bien représentés, mais on observe toujours une prédominance du type de saison humide, et cela pour deux raisons :

- les périodes de pluie l'emportent en durée sur les périodes sèches, favorisant donc l'apparition des types de saison humide ;

- les types de saison intermédiaire ou de saison sèche n'apparaissent qu'en quantité limitée, car les conditions de température plus élevée, régnant précisément pendant ces saisons, entraînent elles-mêmes une limitation de l'espèce.

De même, chez *E. insulana*, la variété *insulana* est présente durant toutes les périodes d'observations, saison humide ou saison sèche, bien qu'en nombre réduit pendant cette dernière ; dans l'ensemble, le nombre d'individus de la variété *insulana* est toujours supérieur à celui des autres variétés.

La variété *anthophilana* n'apparaît que pendant les mois de décembre, janvier et février, mois les plus secs de l'année où souffle l'harmattan, vent chaud et desséchant venant du Nord ;

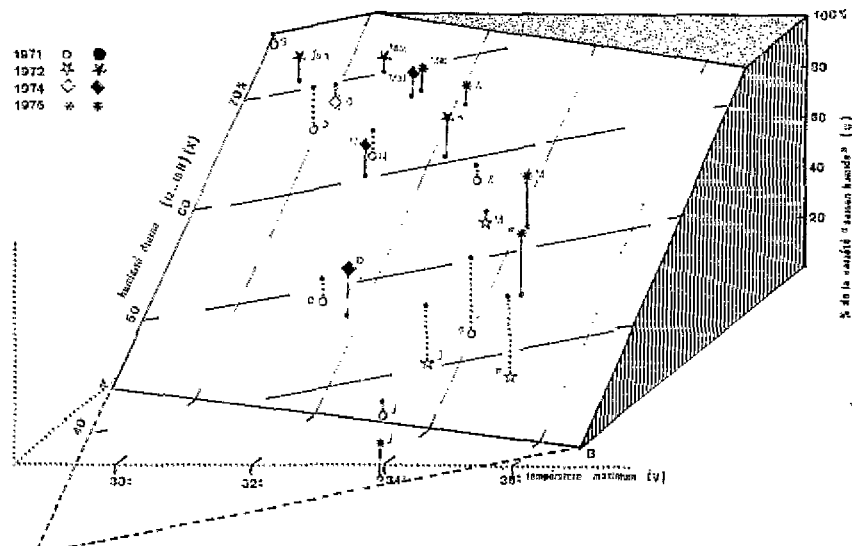


FIG. 9. — Plan de régression du % du type de saison humide (chez *E. biplaga*) en fonction de la température (v) et de l'humidité diurne (x).
 DIAGRAM 9. — Regression plane of the humid season type % (in *E. biplaga*) according to temperature (v) and diurnal humidity (x).

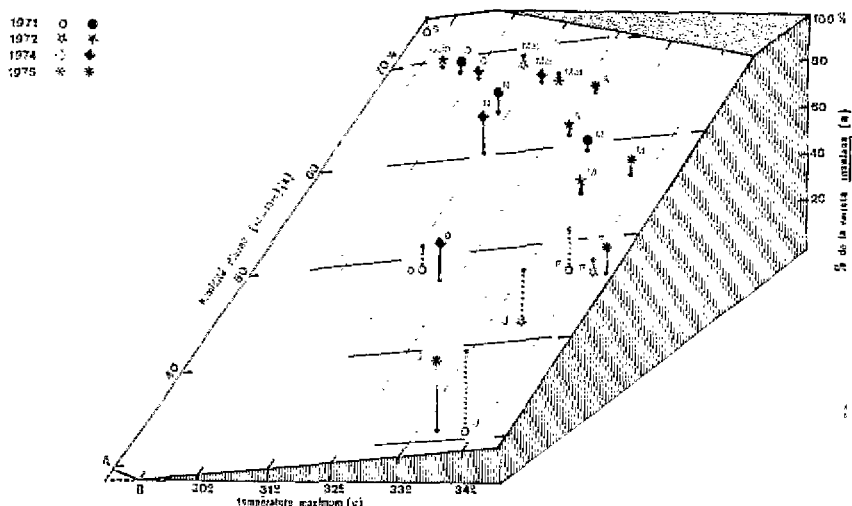


FIG. 10. — Plan de régression du % de la variété *insulana* (chez *E. insulana*) en fonction de la température (v) et de l'humidité diurne (x).
 DIAGRAM 10. — Regression plane of the *insulana* variety % (in *E. insulana*) according to temperature (v) and diurnal humidity (x).

la proportion de cette variété, qui correspond à un type de saison sèche, ne dépasse pas 25%.

La variété *ochreimargo*, forme de transition entre les deux précédentes variétés, occupe également dans le temps, en proportion et en nombre d'individus, une position intermédiaire.

La variété *semifascia*, très rarement observée entre décembre et avril, ne semble pas pouvoir être rattachée à un optimum écologique bien défini. L'apparition de cette variété, qui ne présente pas visuellement une forme de transition entre les variétés précédentes, pourrait être commandée par des facteurs différents de ceux étudiés.

Nous pensons que le type de saison humide chez *E. biplaga* et la variété *insulana* chez *E. insulana* représentent les formes normales, habituelles de chacune des espèces lorsque celles-ci se trouvent dans les conditions les plus favorables à leur existence.

Les types intermédiaires et davantage encore ceux de saison sèche, qui n'apparaissent que lorsque les conditions climatiques évoluent dans un sens défavorable à l'espèce, peuvent être considérés comme des formes de résistance, de survie d'une population réduite.

Nous obtenons ainsi confirmation de la faible valence écologique d'*E. biplaga*; nous avions (première partie) mis en évidence le rôle défavorable des fortes températures pour cette espèce, nous observons maintenant le rôle de la diminution du degré hygrométrique dans l'apparition des formes différentes de «l'habitus» caractéristique de l'espèce.

Chez *E. insulana*, la diminution du degré hygrométrique nécessaire pour induire les formes extrêmes doit être beaucoup plus accusée que pour l'espèce précédente, et ceci traduit une plus grande rusticité de la part d'*E. insulana*.

Nous avons vu (première partie) que la répartition, soit spatiale, soit temporelle, dans les zones sympatriques des deux espèces étudiées était directement liée à certains facteurs climatiques: température maximale principalement, hygrométrie en second lieu, suivant les préférences de chacune des espèces. Le polymorphisme saisonnier est lui aussi régi par les variations des facteurs climatiques mais intervenant, cette fois-ci, dans un ordre différent.

Ce polymorphisme saisonnier est-il de nature phénotypique ou génétique?

Dans le premier cas, à partir d'un même fond génétique, les variations des facteurs climatiques induisent l'expression de tel ou tel phénotype (forme = type = variété = morphé).

Dans le second cas, il y aurait une grande variabilité de l'espèce, c'est-à-dire un polymorphisme génétique, et les différentes valeurs des facteurs climatiques favoriseraient ou non la manifestation de certains gènes.

Dans l'un ou l'autre cas, les effets visibles observables dans la nature sont les mêmes.

Seule la première explication semble pouvoir être logiquement envisagée, car il est possible de rencontrer, dans le temps, une gamme continue de formes intermédiaires entre les types qui ont été en quelque sorte arbitrairement individualisés par des variétistes convaincus.

Les différences de «l'habitus» observées chez les deux espèces d'*Earias* sont essentiellement constituées par une variation de la coloration et pas, à proprement parler, par une modification du dessin alaire. En effet, les taches alaires, normalement présentes chez la femelle d'*E. biplaga*, mais disparaissant dans les formes claires ou apparaissant au contraire de façon exceptionnelle chez *E. insulana* dans la variété *semifascia*.

représentent davantage un éclaircissement d'une pigmentation foncée jusqu'à disparition du motif ou, au contraire, une mélanisation d'une aire bien délimitée et habituellement claire. Dans l'un ou l'autre cas, le contour sinueux des taches reste perceptible par transparence.

Dans le milieu naturel, l'intensité d'un facteur climatique inducteur de variations morphologiques pour *Earias*, peut être ressentie par la nymphe, en fonction de son site de chrysalidation, avec des écarts importants par rapport à la valeur mesurée. Les valeurs ambiantes de l'hygrométrie ou de la tem-

pérature pour des chrysalides formées sur la plante elle-même, dans les crevasses du sol ou sous une couche de débris végétaux, sont différentes entre elles et différentes des valeurs météorologiques; les adultes observés pourront alors, au même moment et pour une valeur donnée des facteurs climatiques, présenter des morphes différentes.

A ce stade du travail où les problèmes sont mieux définis, il apparaît clairement que tout progrès ne pourra être obtenu qu'au moyen de recherches qui tiendront compte de la physiologie des *Earias*.

CONCLUSION

Dans l'étude de l'influence des facteurs climatiques sur le comportement des deux espèces *E. insulana* et *E. biplaga*, nous sommes davantage attaché à préciser si le sens des variations de ces facteurs était favorable ou non à l'espèce ou encore susceptible d'expliquer les modifications morphologiques observées, sans toujours chercher à donner des valeurs numériques « seuil-limite » à chacun de ces facteurs.

Tant il est vrai, comme l'a écrit CAYROL (1972), que : « ... les différents facteurs du milieu ne peuvent pas être considérés séparément... il existe en somme pour chaque facteur, d'une part, un optimum absolu, d'autre part, un optimum relatif qui dépend essentiellement des valeurs prises par les autres facteurs du milieu ».

Pour chaque espèce, les préférences vis-à-vis de la température et de l'humidité ont été précisées, les deux espèces présentent une plasticité physiologique différente. *E. insulana* est une espèce plus rustique, eurytherme, s'accommodant de températures élevées supérieures à 30° C et résistant à des températures très basses avoisinant zéro degré; simultanément, cette espèce présenterait une tolérance réduite pour les hygrométries les plus élevées.

E. biplaga est une espèce à faible valence écologique, les températures maximales supérieures à 30° C lui sont défavorables et sa tolérance pour les basses températures, non étudiée, n'est certainement pas grande, vu sa répartition géographique.

Tout se passe donc comme si la température représentait le facteur déterminant « master factor » (KUHNELT, 1969), chaque espèce acceptant une plage plus ou moins grande des variations de ce facteur; en second lieu, à l'intérieur de cette plage, des limites plus étroites seraient encore définies compte tenu des besoins différents de chaque espèce vis-à-vis de l'humidité.

Les conditions les plus favorables à l'existence de chacune des espèces étudiées étant précisées, nous pouvons, d'une part, mieux comprendre la répartition géographique des *Earias* et, d'autre part, tenter d'expliquer le cycle annuel de ces deux Noctuelles.

L'aire de répartition géographique d'*E. insulana* est la plus vaste; espèce plus rustique, elle s'accommode de conditions climatiques contrastées, soit méditerranéennes, soit même continentales (Moyen-Orient: Iran) et, supportant des températures élevées, elle peut vivre dans les régions présahariennes. Les limites à son extension sont dues soit à des températures froides pour les zones plus septentrionales, soit aux fortes humidités pour les zones équatoriales et sub-équatoriales.

E. biplaga, présent sur le continent africain et à Madagascar, reste localisé en Afrique, de part et d'autre de l'équateur, du fait même de ses exigences vis-à-vis de l'hygrométrie. Son extension, en dehors des régions où l'espèce est endémique, ne peut se produire qu'à la suite d'une modification des conditions climatiques des zones à coloniser dans un sens favorable à l'espèce; ceci a lieu chaque fois que les mouvements du front

intertropical déterminent l'installation de la saison des pluies et, par voie de conséquence, l'élévation de l'humidité de l'air dans des zones de plus en plus éloignées de l'équateur.

Dans la recherche d'une explication du cycle des deux insectes et du remplacement d'une espèce par l'autre en cours d'année dans les zones sympatriques, on doit, en plus des facteurs climatiques, tenir compte des facteurs édaphiques et même biotiques. Nous sommes obligé de faire certaines suppositions pour expliquer les faits observés et nous devons penser que chaque question posée appelle certainement et de façon simultanée plusieurs réponses valables.

E. biplaga pourrait, chaque année, grâce aux déplacements du front intertropical, coloniser les régions de savane en saison des pluies; les phases florifère et fructifère du cotonnier sont alors exposées aux dégâts de cette espèce. La diminution de l'humidité de l'air avec l'arrivée de la saison sèche entraînerait la réduction ou même la disparition des populations d'*E. biplaga*, favorisant, au contraire, la multiplication d'*E. insulana* pendant la période de maturation et de déhiscence des capsules.

Les préférences de chaque espèce expliquent ainsi leur répartition spatiale et la non-coïncidence, dans le temps, des pullulations des deux espèces sur la plante-hôte.

L'importance des dégâts occasionnés au cotonnier, en Afrique au sud du Sahara, est liée à l'intensité de l'attaque portant sur les phases florifère et fructifère, donc en liaison directe avec le niveau atteint par les populations d'*E. biplaga*; les dégâts occasionnés en fin de cycle végétatif par *E. insulana* restent moins graves.

Nous pourrions ainsi observer un gradient dans la nuisibilité d'*Earias* suivant la latitude des cultures cotonnières: les dégâts iront en s'atténuant depuis les régions pré-forestières jusqu'aux régions sahéliennes.

Nous avons montré que le polymorphisme saisonnier est également régi par les variations des conditions climatiques, mais l'ordre des facteurs responsables est différent de celui qui détermine les répartitions spatiale et temporelle des deux espèces.

Il existe pour chaque espèce, dans les conditions optimales de température et d'humidité, une forme caractéristique; lorsque les conditions climatiques évoluent dans un sens défavorable à l'espèce (cas de la diminution du degré hygrométrique), on constate une modification progressive de « l'habitus » aboutissant à des variétés que l'on peut considérer comme des formes de résistance, de survie d'une population réduite. Ces formes apparaissent d'ailleurs plus rapidement dans l'espèce dont la valence écologique est la plus faible, *E. biplaga*.

Ce polymorphisme doit être phénotypique et ne semble pas traduire l'existence d'une grande variabilité à l'intérieur de chacune des deux espèces. Il illustre, cependant, les erreurs auxquelles on peut aboutir en utilisant les seuls caractères aléatoires dans la définition de l'espèce.

REMERCIEMENTS

Il nous est agréable de remercier MM. J. SCHWENDIMAN, F. MAURE et A. JOLY pour l'intérêt qu'ils ont porté à cette étude et pour l'aide précieuse accordée lors de l'interprétation mathématique des résultats.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGELINI A., 1968. — Recherches phytosanitaires et incidences sur la production cotonnière en Côte-d'Ivoire. I.R.C.T. (Bouaké, Côte-d'Ivoire), 12 p.
- AVENARD J.M., ELDIN M., GIRARD G., SIRCOULON J., TOUCHEFEUF P., GUILLAUMET J.L., ADJANOHOUM E. et PERRAUD A., 1971. — « Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire ». Mémoires O.R.S.T.O.M. (Paris), 50.
- AUBREVILLE A., 1950. — Flore forestière soudano-guinéenne (A.O.F.-Cameroun-A.E.F.). O.R.S.T.O.M. (Paris), Soc. d'Edit. Géog. Marit. et Col.
- BOWDEN J., 1975. — Migration of pests in the tropics. Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Hert., U.K., 785-796.
- BOWDEN J. and GIBBS D.G., 1973. — Light-trap and suction-trap catches of insects in the northern Gezira, Sudan, in the season of southward movement on the inter-tropical front. Bull. Ent. Res., 62, 571-596.
- BROWN E.S., BETTS E. and RAINEY R.C., 1969. — Seasonal changes in distribution of the African Armyworm *Spodoptera exempta* (Wlk.) (Lep. Noctuidae), with special reference to eastern Africa. Bull. ent. Res., 58, 661-728.

- COUILLAUD R., 1964. — Les chenilles de la capsule du cotonnier dans le bassin du Logone (Tchad). *Cot. Fib. trop.*, 19, 547-564.
- COUILLAUD R., 1965. — Le problème de la date de semis du cotonnier au Khuzestan en fonction des deux facteurs : climatique (température élevée et vents chauds) et entomologique (*Earias* et autres ravageurs). *Inst. Amél. Plantes et Semences, Dép. Coton*, Téhéran, Iran, 11 p.
- COUILLAUD R., 1965, 1963, 1969. — Rapports annuels techniques. Entomologie. *Inst. Amél. Plantes et Semences, Dép. Coton*, Téhéran, Iran, 24, 78 et 63 p. (non publiés).
- COUILLAUD R. et SOUBRIER G., 1966, 1967. — Rapports annuels techniques. Entomologie. *Inst. Amél. Plantes et Semences, Dép. Coton*, Téhéran, Iran, 64 et 77 p. (non publiés).
- COUILLAUD R., 1970. — Observations sur *Earias insulana* (Boisd.) en Iran. *C.R. Journées phytosanitaires de l'I.R.C.T.*, Paris, 5 p.
- COUILLAUD R. et DAESCHNER, 1971. — Premier bilan de l'expérimentation cotonnière au Khuzestan, Iran. La date de semis en fonction des facteurs agroclimatiques et entomologiques. *Cot. Fib. trop.*, 26, 451-461.
- COUILLAUD R., 1978. — Les *Earias* du cotonnier en Côte-d'Ivoire. Observations écologiques sur deux espèces voisines : *Earias insulana* (Boisd.) et *Earias biplaga* (Wlk.) (Lep. Noctuidae, Westernmanniinae). Variation de l'importance relative de chacune des espèces et variations morphologiques intraspécifiques. *Thèse de Docteur-Ingenieur, I.N.A.* Paris-Grignon, 143 p.
- DELATTRE R., 1973. — Parasites et maladies en culture cotonnière. *I.R.C.T.*, Paris, 146 p.
- DUGAST R., 1949. — Les *Earias* du cotonnier au Soudan français. *Cot. Fib. trop.*, 4, 68-76 et 133.
- DUVIARD D., 1971. — I. Les Malvales de la Côte-d'Ivoire centrale (Foro-Foro). *O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire*, 32 p. multig.
- V. L'harmattan et ses conséquences écologiques pour l'entomocénose du champ de coton en Côte-d'Ivoire centrale. *O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire*, 6 p. multig.
- DUVIARD D., 1974. — Les migrations de *Dysdercus* spp. (Hemiptera, Pyrrhocoridae) et les mouvements du front intertropical. *O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire*, 21 p.
- ELDIN M., 1971. — Cf. AVENARD J.M. *et al.*, 1971.
- EL SAADANY G., EL SHAARAWY M.F. and REFAEI Sh.A., 1975. — Determination of the loss in cotton yields as being affected by the pink bollworm *Pectinophora gossypiella* (Saund.) and the spiny bollworm *Earias insulana* (Boisd.). *Z. Angew. Entomol.* (Allem.), 79, 4, 357-360.
- EL SHAARAWY M.F., 1975. — The economic threshold of infestation for the cotton bollworms on yield in Egypt. *Z. Angew. Entomol.* (Allem.), 79, 3, 276-281.
- GALICHET P.R., 1957. — Les principaux parasites du cotonnier au Tchad. *Cot. Fib. trop.*, 12, 1-31.
- GUILLAUMET J.L., 1967. — Notice de la carte de la végétation de Côte-d'Ivoire au 1/500 000. *O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire*, 31 p. multig.
- GUILLAUMET J.L. et ADJANOHOUM E., 1971. — Cf. AVENARD J.M. *et al.*, 1971.
- GUILLAUMIN M. et DESCIMON H., 1976. — La notion d'espèce chez les Lépidoptères dans : « Les problèmes de l'espèce dans le règne animal ». Tome I. *Mémoire n° 38 de la Société Zoologique de France*, 129-201.
- HARDON-KHAN M., 1945. — Studies on *Earias* spp. (the spotted bollworm of cotton) in the Punjab. Part. 1: The relative abundance of *E. fabia* and *E. insulana* in various parts in relation to environmental conditions. *Indian J. Entomol.* (New Delhi), 6, 1-2, 15-27.
- JEANNEL R., 1942. — La genèse des faunes terrestres. *Éléments de biogéographie. Bibl. de l'Inst. Mar. et Col.* Presses Universitaires de France, 513 p.
- KUNHELT W., 1969. — Ecologie générale concernant particulièrement le règne animal. *Précis de Sc. Biol.* Masson et Cie, édit., 359 p.
- LAGIERE R., 1966. — Le cotonnier. *Tech. Agric. et Prod. Trop.* GP Maisonneuve et Larose (Paris), 306 p.
- LE GALL J., 1972. — Les *Earias* du cotonnier, dans « *Traité d'entomologie appliquée à l'agriculture* ». Tome II, vol. 2, Masson et Cie, édit., Paris, 1472-1520.
- LE RUMEUR C., 1973. — Quelques Lépidoptères déprédateurs du cotonnier, leur démographie et leur impact sur les cotonneraies de la plaine du Tadla (Maroc). *Thèse Fac. des Sciences Paris-Orsay*, 25 juin 1973, 87 p. (non publiée).
- NGUYEN-BAN J., 1973. — Etude de l'influence de quelques facteurs abiotiques sur le rythme d'activité et la reproduction d'une Noctuelle du cacaoyer, *Earias biplaga* (Wlk.). *Café, Cacao, The*, 27, 1, 37-45.
- NGUYEN-BAN J., 1977. — Contribution à l'étude biologique et écologique d'*Earias biplaga* (Wlk.). *Lepidoptera, Noctuidae*, ravageur du cacaoyer. *Thèse de doctorat d'Etat soutenue à Toulouse*, n° d'ordre 776, 173 p.
- PEARSON E.O., 1958. — The insects pests of cotton in tropical Africa. *Emp. Cot. Grow. Corp.*, London, 356 p.
- POINTEL J.G., 1955. — Contribution à l'étude systématique, morphologique, biologique d'*Earias biplaga* (Wlk.). *Lepidoptera, Noctuidae*. *Office du Niger*, 47 p. (non publié).
- REEDS W., 1974. — Populations and host-plant preference of *Earias* spp. (Lepidoptera Noctuidae), in East Africa. *Bull. Ent. Res.*, 64, 1, 33-44.
- RIPPER W.E. and GEORGE L., 1965. — Cotton pests of the Sudan. *Blackwell Scient. Public.*, Oxford, 345 p.
- ROMUALD-ROBERT C., 1961. — Pluviométrie et culture cotonnière en moyenne Côte-d'Ivoire. *Cot. Fib. trop.*, 16, 360-368.
- RUSSO G., 1940. — Contributo alla conoscenza degli insetti dannosi al cotone nell'Africa orientale italiana. I. *Lepidopteri*. *Stab. Tip. Ves. Portici*, 18, 163-182.
- SCHMUTTERER H., 1969. — Pests of crops in Northeast and Central Africa. *Gustav Fischer Verlag*, Stuttgart, Portland, U.S.A., 176-178.
- STOREY G., 1914. — Seasonal variation in the common bollworm (*Earias insulana* Boisd.). *Agric. J. Egypt. Minist. Agric.*, 3, 99-101.
- VAYSSIERE P. et MIMÉUR J., 1925. — Les chenilles épineuses du cotonnier (*Earias insulana* Boisd. et *E. biplaga* Wlk.) en Afrique Occidentale française. *Agron. Colon.*, 85, 6-14.

Earias species of cotton growing in Ivory coast :

Earias insulana (Boisd.) ; *Earias biplaga* (Wlk.) (Lep. Noctuidae Westernmanniinae)

Variation in the relative importance of each species and intraspecific morphological variations

R. Couilloud*

* Entomologist, Laboratoire d'Élevage et de Nutrition d'Insectes, Centre de Recherches du G.E.R.D.A.T., 34032 Montpellier Cedex.

(followed and end)

SUMMARY

The observations which have been carried on towards many years in a natural environment permitted to define the climatic preferences of each species : *E. insulana*, which is eurythermic, appears to be more hardy than *E. biplaga* which only possesses a low ecological valency.

The distribution in space and time of each species in the sympatric zones is hence explained according to the variations of the main climatic factors. High temperatures represent a limit to the extension of the geographical area of *E. biplaga* : however, each year, this species is able to recolonize, from its biotical zone, some regions, when the modifications of

their climatic conditions are propitious : decrease of maximal temperatures due to the setting of the rainy season.

E. insulana, on the contrary, does not adapt itself to the typical high hygrometries combined with slight variations of temperature which we find in the biotical zones of *E. biplaga* : this explains its non-existence in forestry equatorial areas.

The seasonal polymorphism is also governed by the variations of the climatic factors and among them, the part of the hygrometrical degree of air

seems to be essential. There is, for each species, put in the optimal conditions of temperature and humidity, a typical form; the seasonal variations — which seem to be more adaptive variations — appear when the conditions of living become more difficult, especially in the case of a perceptible and prolonged decrease of the humidity of air, during the dry season for instance.

The most important changes in the «habitus» which appear for instance when there is a dry season are more rapidly observed in *E. biplaga* whose «area of tolerance» is more restricted. This polymorphism seems to be phenotypical and not the expression of a variability which exists within each species.

SECOND PART

DIFFERENT TYPES WITHIN BOTH SPECIES. SEASONAL VARIATIONS

Bibliographical data about the different types, the variation causes, and frequencies of appearance

The different types (fig. 1 and 2)

Earias insulana

It is STOREY who, first, distinguished in Egypt four varieties from observations which were carried out on the emergences of adults during the course of the year:

- E. insulana* v. *insulana* = plain green type (typical shape);
- * v. *anthophilana* = yellow type;
- * v. *ochreimargo* = margined type;
- * v. *semifascia* = spotted type.

In Morocco, LE GALL (1972) observes the first three types.

In Mali, DUGAST (1949) points out that the spotted type is very rare; MAGAHED (1973) points that fact too when he resumes in Egypt a part of the observations carried out by STOREY.

In Israel, YATHOM (1956), according to LE GALL (1972) only mentions either apple green or yellow coloured types.

In Iran, during five cotton years running between 1965 and 1970, we never observed any spotted types (COUILLAUD, 1965, 1968, 1969; COUILLAUD and SOUBRIER, 1966, 1967).

Earias biplaga

Authors distinguish, according to the drawing and colouring of the wings, three types:

- humid season type;
- dry season type;
- intermediary type.

The colouring of the forewings and the spots on wings in *E. biplaga* are secondary sexual characters; on the other hand, there isn't any sexual dimorphism in the general look of the wings, staining or design, in *E. insulana*.

FIG. 1. — *Earias insulana*, Boisd.

From top to bottom:

- Plain green chromatic variation or *insulana*, Boisd.
- Margined chromatic variation or *ochreimargo*, Warren.
- Yellow chromatic variation or *anthophilana*, Snell.
- Spotted green chromatic variation or *semifascia*, Warren.

On the right side: males.

On the left side: females.

FIG. 2. — *Earias biplaga*, Wlk.

From top to bottom:

- Humid season chromatic variation.
- Intermediary season chromatic variation.
- Dry season chromatic variation.

On the right side: females.

On the left side: males.

The variation causes; frequencies of appearance

According to the various authors who studied the *Earias*, pests of cotton plantations, the variations in the «habitus» are due to natural climatic actions which differentiate vernal from estival generations for species that live under contrasted climates or humid from dry season generations for species that live under tropical climates.

The observations which were carried out by STOREY (1914) in Egypt, all along the year, on sufficiently important series, show that in *E. insulana*:

- the plain green type (*insulana*) is the most numerous, especially during summer months;
- the yellow type (*anthophilana*) prevails in winter;
- the margined type (*ochreimargo*), transition form between the first two types, appears in spring and autumn.

Both types, yellow and margined, are never as numerous as the plain green type.

The spotted type (*semifascia*) is always rare and only observed from september to december, always in Egypt.

Generally speaking, in Northern Africa, in Egypt and the Near East, the green forms prevail in summer and the yellow forms in winter; in Africa, in the south of Sahara, the transition from the green forms to the yellow ones seems to be linked to the sequence of humid and dry seasons.

According to NGUYEN-BAN (1977) who observes in the lower ivoirien coast only two of the three types, the humid season and intermediary types, the appearance of the yellow pigmentation, during the transition between both types, would coincide with periods in the year when minimum temperatures are the lowest; the nutritious factor could also intervene in the appearance of the yellow colour.

According to STOREY (1914), DUGAST (1949), we insensibly go through the descent of a form to another one according to the external conditions, thus proving that we do not deal either with different species or defined varieties. However, it seems in *E. insulana* that the *semifascia* variety, which is very particular and far more scarce than other varieties, is not induced by factors which are entirely similar to those which condition the progressive transition from the *insulana* to the *ochreimargo* and then to the *anthophilana* variety.

The climatic conditions which are propitious to the existence of the green forms are certainly those which are the most suitable for both species because these green forms are always the most numerous.

Results of the observations

The numerical results are recorded in tables 3a and 3b.

The variations of each form during the course of the year, for both species, are represented on diagrams 3 and 3bis (first part).

Diagram 8 shows the evolution of the forms in both species, during the course of the three decades, in february, when the first rains of the year lead to a rising again of the hygrometrical degree of air.

In *E. insulana*

In Bouake, we find, according to the season, the four varieties:

— v. *insulana*: this variety is to be found all along the year; it represents the whole species during the rainy seasons; its proportion only decreases during the driest months, i.e., from december to february, and does not fall below 50% of the population;

— v. *anthophilana*: this variety is only to be found during the dry season i.e., from december to february included. It is in january that we record the greatest number of yellow forms, but this number does not exceed 25% of the population;

— v. *ochreimargo*: considered as being intermediary between the two species mentioned before, this form and the yellow one are to be found during the same period but also some time before and after this period. The proportion of this variety can reach 50% of the population;

— v. *semifascia*: is only to be found between december and march but always in a very low quantity, less than 2% of the population.

In comparison with the observations carried out by STOREY in Egypt which can be applied to North Africa and the Near East, we notice:

— a greater number of the *insulana* variety as well in time as in proportion and closely related to that fact, a decrease of the *ochreimargo* and *anthophilana* varieties;

— a great similarity concerning the *semifascia* variety with nonetheless a gap in time.

So, what are the climatic factors which govern the appearance of such and such variety? According to STOREY, it is the estival-vernal season alternation; according to us, in a different environment, it is the rainy-dry season alternation; there is, perhaps, a combination of the humidity and temperature factors?

We will try to determine, as we did for species, the reciprocal importance of temperature and hygrometry in the appearance of the different varieties.

In *E. biplaga*

The three types which are described are observed in Bouake and their appearance to coincide with the sequence of seasons. The dry season and intermediary season types are less numerous, even when they represent a high percentage of the population, than the rainy season types; this can be partly explained by the rising again of temperatures which are unfavourable to this species.

Interpretation of the results, discussion

For both species, calculations were made from the proportions of the different varieties, after angular transformation of the percentages. When a variety proved to be absent for a month, we adopted for calculations, in the angular transformation of percentage table, the nearest value from zero.

For *E. insulana*, the proportions of the *ochreimargo* and *anthophilana* varieties have been grouped together; the same thing was done for the intermediary and dry season forms of *E. biplaga*.

No calculation was done for the *semifascia* variety of *E. insulana*, the number of insects observed for the twenty-two months being too low.

Simple correlations

The results recorded in this table represent the values of correlation coefficients between the different variables (varieties or types and climatic factors) taken two by two. (22 couples of observations. The limit values of correlation coefficients are respectively 0.42 and 0.54 as for probabilities: $P = 0.05^*$ and $P = 0.01^{**}$, n.s.: non significant.)

The best correlations are obtained with the hygrometry factor and the humidity of air during the day (at 6 p.m. and diurnal mean 12 a.m. - 6 p.m.) plays the most important part.

As for temperatures, we obtain very different results between the maxima and minima and the minima do not seem to have an important influence.

The order of the climatic factors which rules the variations of types within the species appears then as the contrary of the one which was pointed out about the variations in the proportion of species.

— Multiple correlations

In the same way as for the study of the proportion of both species, we inquired, thanks to multiple correlations into:

- a better estimation about the importance of each explanatory variable;
- a possibility of estimating the proportion of a variety within the species, at a given time, taking into account the value of the main climatic factors we studied.

The following tables show, for each of the *Earias* species, the increase in the explained percentage of the variation of a form when we take into account an increasing number of climatic factors.

(The numerical data handling was carried out in the C.I.T.I.M.: Centre Inter-Universitaire de Traitement de l'Information, Montpellier.)

- *Earias biplaga*
- *Earias insulana*

Let us point out:

— The primordial importance of the hygrometry factor compared to other climatic factors which are secondary. It is primarily the humidity of air during the day time or by the end of the afternoon that intervene, hence, the nocturnal humidity varies less.

The part played by humidity in the variation of the morphes is even more clear in *E. biplaga* than in *E. insulana*.

— Temperature then plays a very secondary part: it doesn't intervene because of its maximal or minimal value, but rather because of the difference that exists between the extreme values.

The maximal temperature seems to intervene a little more in the variation of forms concerning *E. insulana* than the minimal temperature on *E. biplaga* (less than 1% of the explained percentage about the variation in the last case).

We are certain that 93% and 87% of the variations in the proportion of the types we observed, respectively in *E. biplaga*

and *E. insulana* can be attributed to the variations of the factors we held back: it is a particularly satisfying result.

However, we can obtain a good estimation about the proportion of a variety within the species without holding back the seven variables but by simply taking into account two or three terms.

The equations that allow such estimations are then the following:

In *E. biplaga*

- humid season type proportion (tr. of Bliss):
= $3.31 H$ at 6 p.m. + 12.91 difference t° — 322.1;
- intermediary and dry season types (grouped together) proportion (tr. of Bliss):
= $-3.34 H$ at 6 p.m. — 13.15 difference t° + 417.3
(i.e., 87.2% and 87.3% of the explained fraction about the total variation in one case or another).

In *E. insulana*

- proportion of the *insulana* variety (tr. of Bliss):
= $3.32 H$ diurnal — 1.36 H at 6 a.m. + 9.83 difference t° — 154.5;
- proportion of the *ochreimargo* and *anthophilana* varieties grouped together (tr. of Bliss):
= $-3.31 H$ diurnal + 2.97 H at 6 a.m. — 9.67 max. t° + 365.7
(i.e., 80.1% and 76.5% of the explained fraction about the total variation in one case and another).

In Bouake we had, before we could use a computer center such as the one in Montpellier, established the equations of the regression planes concerning the most numerous variety in both species, according to the two variables which presented the most important simple correlations.

We instance these equations even if they give us a less precise estimation than the one we obtain thanks to the above calculations, because, later on, they helped us in establishing diagrams 9 and 10 which are very representative:

- proportion of the humid season type, in *E. biplaga* (tr. of Bliss):
= $2.80 H$ diurnal + 5.25 max. t° — 275.2;
- proportion of the *insulana* variety, in *E. insulana* (tr. of Bliss):
= $2.02 H$ diurnal + 4.55 max. t° — 190.4.

Both diagrams 9 and 10 clearly show the major part played by relative humidity as an explanatory variable in the multiple correlation and the insignificant part played by maximal temperature.

The comparison between these diagrams 9 and 10 shows that the *insulana* variety, which can be considered as a humid season form in *E. insulana* adapts itself to relative humidity falling down to 30% when the humid season type in *E. biplaga* has more important needs and disappears as soon as humidity falls down below 50%. The equations of the AB straight lines, in both cases, allow us to locate these minimum "hygrometrical thresholds", taking into account temperature.

The comparison, on the one hand, of diagrams 9 and 10 with diagram 6 on the other hand enlightens the reversal in the order of factors, hygrometry and maximum temperature, which intervene in the determining of either the proportion of the type within the species or the proportion of species between them.

Discussion

The variations in the proportion of the different types within the species thus appear, considering the above results, as being primarily governed by the changes in the hygrometrical degree of air; temperature only plays a secondary part upon the direct change in the "habitus", however it intervenes by its actions on the large quantity of insects presenting forms linked to the lowest hygrometries.

Indeed, in *E. biplaga*, according to the sequence of seasons, the three types of humid, intermediary and dry season can be well represented but we always observe a prevalence of the humid season type, for two reasons:

- the rainy periods are longer than the dry ones and thus promote the appearance of the humid season types;
- the intermediary or dry season types only appear in small quantities because higher temperatures pervade precisely during these seasons and lead to a limitation of the species.

In the same way, in *E. insulana*, we always find the *insulana*

variety during our observations, either during the humid or dry season, even if in limited quantity during the dry season; generally, the number of insects in the *insulana* variety is always higher than the number of other varieties.

The *anthophilana* variety only appears in december, january and february, these months are the driest in the year when the harmattan blows, the harmattan being a hot, drying wind coming from the north; the proportion of this variety, which corresponds to a dry season type, does not rise above 25%.

The *ochreimargo* variety, transition form between the preceding ones, has also in time, in proportion and number of insects, an intermediary position.

The *semifascia* variety, very rarely observed between december and april, does not seem to be linked to a well defined ecological optimum. The appearance of this variety, which does not visually represent a transition form between the preceding varieties, could be governed by different factors than those we study.

We think that the humid season type in *E. biplaga* and the *insulana* variety in *E. insulana* represent normal forms which are usual for each species when they live in the most favourable conditions.

The intermediary types and even more the dry season ones, who only appear when the climatic conditions evolve towards an unfavourable way for the species, can be considered as forms of resistance, of survival for a reduced population.

Then we obtain confirmation of *E. biplaga*'s low ecological valency; we had (first part) brought to the fore the unfavourable part played by temperature for this species, we now observe the part played by the lowering of the hygrometrical degree in the appearance of forms different from the typical "habitus" of the species.

In *E. insulana*, the lowering of the hygrometrical degree which is necessary to induce extreme forms must be far more accentuated than for the preceding species and this proves a greater hardness concerning *E. insulana*.

We saw (first part) that the distribution, either in space or temporal in the sympatrical zones of both species we studied, was directly linked to some climatic factors; mainly, maximum temperature, and secondly, hygrometry, according to the preferences of each species. The seasonal polymorphism is also

governed by the variations of the climatic factors which, this time, intervene in a different order.

Is this seasonal polymorphism phenotypical or genetical?

In the first case, from a same genetical background, the variations in the climatic factors lead to the expression of such and such phenotype (form = type = variety = morphé).

In the second case, there would be an important variability of the species, i.e., a genetical polymorphism and the different values of the climatic factors would favour or not the appearance of certain genes.

In one case or the other, the effects we can observe in nature are the same.

It seems that only the first explanation could be logically considered because we may meet, in time, a continuous range of intermediary forms between the types which, somehow, were arbitrarily individualized by convinced varietists.

The differences in the "habitus" which were observed in both species of *Earias* are essentially made up of a variation in the staining and not, strictly speaking, of a modification in the drawing of the wings. Indeed, the spots on the wings, which normally exist on the *E. biplaga* female but disappear on the pale forms, or, on the contrary, exceptionally appear on *E. insulana* in the *semifascia* variety, represent rather a clearing of dark pigmentation until the disappearance of the motif or, on the contrary, a blackening of a well delimited surface usually pale. In one case or the other, the sinuous outline of the spots remains perceptible seen in transparence.

In the natural environment, the intensity of a climatic factor inductive of morphological variations for the *Earias*, can be felt by the nymphs, according to its place of pupation, with important differences with regard to the measured value. The ambient values of hygrometry or temperature for the chrysalids which are developing on the plant itself, in the fissures of the ground or under a stratum of remnants of plants are different between them and different from the meteorological values; the adults thus observed would, at the same time and for a given value of climatic factors, present different morphes.

At that point in our study, when the problems are better defined, it is clear that any progress will only be obtained with researches which will take into account the physiology of *Earias*.

CONCLUSION

During our studies about the influence of climatic factors on the behaviour of both species *E. insulana* and *E. biplaga*, we rather tried to precise whether the variations of these factors were evolving toward a favourable way or not for the species, or if they were liable to explain the morphological modifications we observed, than try to give "still-limit" numerical values to each of these factors.

So true is it that, as CAYROL wrote (1972): "...the different factors in the environment cannot be considered separately... in fact there is for each factor, on the one hand an absolute optimum, on the other hand, a relative optimum which essentially depends on the values taken by the other factors of the environment".

For each species, the preferences in regard to temperature and humidity were precised, both species present a different physiological plasticity. *E. insulana* is an eurythermal, hardier species, adapting itself to temperatures higher than 30°C and resistant to very low temperatures close to 0°C; simultaneously, this species would present a feeble tolerance as regard the highest hygrometries.

E. biplaga is a species which has a low ecological valency, the maximum temperatures higher than 30°C are unfavourable to it and its tolerance with regard low temperatures, which was not studied, is certainly not important if we consider its geographical distribution.

Everything happens as if temperature would represent the determining factor "master factor" (KUEHNELT, 1969), each species accepting a more or less important range in the variations of this factor; secondly, within this range, narrower limits would also be defined, taking into account the different needs of each species toward humidity.

The most favourable conditions to the existence of each spe-

cies we studied being precised, we can, firstly, better understand the geographical distribution of *Earias* and secondly try to explain the annual cycle of these two Noctuids.

The geographical range of *E. insulana* is the largest; being a hardier species, it adapts itself to contrasted climatic conditions, either mediterranean or even continental (Middle-East, Iran) and, bearing high temperatures, it can live in pre-sahelian regions. The limits to its spreading are either due to low temperatures for the northern zones or high humidity for the equatorial and sub-equatorial zones.

E. biplaga, living in Africa and Madagascar, remains confined in Africa on each sides of the equator because of its demands as regards hygrometry. Its spreading, outside of the regions where the species is endemic, can only happen after a modification in the climatic conditions of the zones which have to be colonized in a favourable way to the species; this happens each time the movements of the intertropical front determine the settling of the rainy season and consequently an increase in the humidity of air in regions more and more distant from the equator.

In the research about an explanation of the cycle of both insects and about the replacing of a species by another one during the course of the year in the sympatrical zones, we must, besides the climatic factors, take into account the edaphic and biotic factors. We must make some assumptions to explain the facts we observed and we must think that each question which is risen certainly calls simultaneously several good answers.

E. biplaga could, each year, according to the movements of the intertropical front, colonize the savannah regions during the rainy seasons; the flowering and fructification of cotton plant are thus exposed to the damages of this species. The decrease of the humidity of air with the arrival of the dry season would lead to the reduction or even the disappearance of the *E. biplaga* populations, favouring, on the contrary, the multiplication of *E. insulana* during the maturation and dehiscence period of the bolls.

* "... les différents facteurs du milieu ne peuvent pas être considérés séparément... Il existe en somme pour chaque facteur, d'une part un optimum absolu, d'autre part un optimum relatif qui dépend essentiellement des valeurs prises par les autres facteurs du milieu...".

The preferences of each species thus explain their spatial distribution and the non-coincidence, in time, of the pullulations of both species on the host plant.

The importance of the damages on cotton, in Africa, in the south of Sahara, is linked to the intensity of attack during flowering and fructification of cotton plant, so directly linked to the level which is reached by the *E. biplaga* populations: the damages caused at the end of the vegetative cycle by *E. insulana* are less serious.

We can thus observe a gradient in the harmfulness of *Earias* according to the latitude of cotton plantations: the damages will diminish from the pre-forestry regions to the sahelian ones.

We showed that the seasonal polymorphism was equally governed by the climatic conditions, but the order of the respon-

sible factors is different from the one that determines the spatial and temporal distribution of both species.

There is for each species, in the optimal conditions of temperature and humidity, a typical form; when the climatic conditions evolve toward an unfavourable way to the species, in the case of the decrease of the hygrometrical degree, we notice a progressive modification in the "habitus" which lead to varieties we may consider as forms of resistance, of survival of a reduced population. These forms appear more rapidly in the species which ecological valency is the most feeble, *E. biplaga*.

This polymorphism must be phenotypical and does not seem to express the existence of a great variability within each of both species. However, it illustrates the errors we may be lead to when we use only the wing features in the definition of the species.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Mr. J. SCHWENDIMAN, Mr. F. MAURE and Mr. A. JOLY for their interest in this study and for their help we appreciated as regard the mathematical interpretation of the results.

RESUMEN

Las observaciones realizadas durante varios años en medio natural permiten definir las preferencias climáticas de cada especie: *E. insulana*, euritermo, parece ser mucho más rústica que *E. biplaga* que solo posee una pequeña valencia ecológica.

El reparto espacial pero también temporal en las zonas de sympatría de cada especie se explica entonces en función de las variaciones de los principales factores climáticos. Las temperaturas elevadas representan un límite para la extensión del área geográfica de *E. biplaga*; sin embargo, esta especie pueda a partir de su zona biótica, volver a colonizar todas las áreas ciertas regiones, cuando las modificaciones de sus condiciones climáticas se hacen en un sentido favorable: disminución de las temperaturas máximas consecutiva a la instalación de la estación de las lluvias.

Por el contrario, *E. insulana* no se acomoda de las fuertes higrometrías características, con las pequeñas diferencias de temperatura de las zonas

bióticas de *E. biplaga*, lo cual explica su ausencia de la regiones forestales ecuatoriales.

El polimorfismo estacional está regido también por las variaciones de los factores climáticos y entre ellos el papel del grado higrométrico del aire aparece como un factor esencial. Para cada especie ubicada en sus condiciones óptimas de temperatura y humedad, existe una forma característica; las variaciones estacionales, que parecen ser más bien variaciones adaptativas, aparecen cuando las condiciones de vida se hacen más difíciles, principalmente en el caso de una disminución sensible y prolongada de la humedad del aire, durante la estación seca, por ejemplo. Las mayores modificaciones del "habitus" que aparecen, por ejemplo, en el tipo de estación seca, se observan con mayor rapidez en *E. biplaga* cuya « zona de tolerancia » es más estrecha. Este polimorfismo parece ser fenotípico y no a expresión de una variabilidad existente en el interior de cada especie.